SOMMAIRE

C. Chararas : observations sur la biologie de *Leperesinus fraxini* panz. (*Col. Scolytidae*), p. 199. — Mme D. Grouet : quelques données nouvelles relatives au cycle évolutif de l'*Entyloma* du Dahlia, p. 217. — *Bibliographie*, p. 227.

OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE DE *LEPERESINUS FRAXINI* panz. (*COL. SCOLYTIDAE*)

PAR

C. Chararas

Bien que Chapmann (1868), Eichhoff (1881), Escherich (1923) et Barbey (1925), entre autres, aient traité certains points de la biologie de *Leperesinus fraxini* panz., nous pensons qu'il n'est pas inutile de compléter les études faites jusqu'ici en présentant un travail d'ensemble sur ce sujet.

Nous avons eu l'occasion d'étudier l'évolution de *Leperesinus fraxini* panz. dans la nature au cours de nos recherches en Haute-Savoie et de contrôler expérimentalement en laboratoire la ponte, les variations des galeries maternelles et larvaires et la progression des dégâts provoqués sur *Fraxinus excelsior*. Rappelons d'abord brièvement que le cycle évolutif complet comporte les différents stades suivants :

— l'essaimage, c'est-à-dire l'envol des insectes en vue de la ponte;
— la ponte;
— l'éclosion des œufs, dont la durée varie en fonction des conditions de température;
— l'évolution larvaire, marquée par 4 mues successives;
— la nymphose, dans le berceau nymphal;
— une période de repos de quelques jours pendant lesquels le jeune adulte encore jaune demeure immobile;
— la sortie à la recherche des frênes frais, et particulièrement des tiges ou petites branches de 2 à 10 cm de diamètre;
— la maturation;
— l'essaimage de la nouvelle génération.

Dans la nature, tout au moins en Haute-Savoie, ce second essaimage est exceptionnel, car en général *Leperesinus fraxini* PANZ. n'a qu'une seule génération annuelle, complétée parfois d'une prolongation de la ponte, qui ne constitue pas une seconde génération et que nous distinguons sous le terme de génération-sœur (« Schwesterngeneration » des auteurs allemands).

L'essaimage

Il est très difficile d'observer l'essaimage dans la nature, car cet insecte de petite taille se cache très rapidement dans l'épaisseur de l'écorce; cependant, au cours de nos recherches sur le terrain (Dingy-en-Vuache, altitude 600 m et Frangy, altitude 500 m, Haute-Savoie), nous avons pu constater par une journée chaude (22 avril 1957, température 23 °C à 14 heures) que *Leperesinus fraxini* PANZ. se pose de préférence sur les surfaces ensoleillées des frênes situés en bordure de peuplement.

Après avoir passé l'hiver dans les branches et surtout dans les excroissances du frêne, *Leperesinus fraxini* PANZ. sort en avril, quand la température atteint 16 à 20 °C environ, pour pratiquer ses morsures nutriciales. De coloration claire (gris pâle) à leur sortie, les jeunes apparaissent incapables d'essaimer avant cette maturation qui les transforme en adultes foncés, noirâtres, avec squamules claires.

Bien que *Leperesinus fraxini* PANZ. attaque d'autres feuillus (*Pirus malus*, *Robinia pseudoacacia*, *Quercus pedunculata*, *Fagus sylvatica* et *Ailanthus*) il préfère en règle générale *Fraxinus excelsior* qui constitue son habitat normal.

Personnellement, dans des peuplements mixtes de *Fraxinus excelsior*, *Corylus avellana*, *Castanea* et *Quercus pedunculata*, nous n'avons rencontré qu'une seule fois *Leperesinus fraxini* PANZ. et *Leperesinus wachtli* REITTER sur *Quercus*, qui représente ainsi un habitat exceptionnel pour le premier et un hôte nouveau pour le second.

Dans les conditions où nous avons réalisé nos observations (régions d'altitude moyenne 600 m) *Leperesinus fraxini* PANZ. essaime à partir de la deuxième quinzaine d'avril jusqu'en mai; il choisit en général les endroits chauds et les arbres dépérissants de préférence, bien qu'il attaque très souvent des frênes sains et même très vigoureux.

Les galeries de ponte

Sur un frêne à écorce fine, encore peu attaqué, la femelle pratique un trou d'environ 1,5 mm de diamètre où elle demeure à demi enfoncée jusqu'à l'accouplement qui a lieu, sur place, dès l'arrivée du mâle.

La question de l'accouplement, simple ou répété, est longuement discutée dans l'abondante littérature consacrée aux Scolytides, dont nous pouvons extraire trois points de vue essentiels.

RATZEBURG tient pour possible un accouplement répété, tandis que selon EICHHOFF (1881) un seul accouplement suffit pour qu'une femelle ponde tous ses œufs, et NÜSSLIN estime également qu'*Hylastes glabratus* s'accouple une seule fois. De son côté, KNOCHE (1904), ayant observé un accouplement répété chez *Blastophagus piniperda*, considère qu'il s'agit là d'une possibilité étroitement liée à la proximité des mâles et des femelles.

Personnellement, nous avons constaté que chez *Leperesinus fraxini* PANZ., l'accouplement est souvent répété. En effet, la femelle fécondée pond environ 8 à 12 œufs, limite qui se trouve doublée après une seconde fécondation; un troisième et même un quatrième accouplement sont possibles puisqu'on rencontre dans un même système jusqu'à 55 œufs

Après la fécondation, la femelle effectue d'abord une encoche de 2 à 4 mm de long, le plus souvent dans le sens de l'axe du tronc ou de la branche, mais tantôt dirigée vers le haut et tantôt vers le bas. Bientôt elle change d'orientation et va creuser une galerie transversale. Au fur et à mesure qu'elle progresse, la femelle dépose ses œufs un à un de part et d'autre de la galerie, chacun étant placé dans une minuscule encoche fermée ensuite avec de la sciure qui joue un rôle de protection. Quand la femelle a ainsi pondu un nombre d'œufs très variable selon les cas, elle arrête là cette première galerie de ponte, revient à l'atrium initial et ébauche une seconde galerie transversale qui formera avec la première une sorte d'accolade. Cette deuxième galerie reçoit de la même façon des œufs alternativement déposés sur les deux côtés.

L'orientation du crochet médian, soit vers le haut, soit vers le bas, par rapport à l'axe formé par les deux branches, semble le résultat du seul hasard dans le cas des arbres attaqués par terre, c'est-à-dire en position couchée; au contraire, sur les arbres debout, nous avons constaté une forte majorité de crochets orientés vers le bas (70 %).

Au cas, d'ailleurs rare, où la femelle creuse une encoche à l'extrémité d'une branche, elle ne peut y pondre directement; elle dépose alors son œuf à côté, puis le pousse dans l'encoche à l'aide de ses mandibules.

Après la fécondation, le mâle demeure souvent dix-sept à vingt-six jours dans le système de galeries qu'il abandonne alors pour aller s'installer, soit dans les « roses du frêne », soit dans les branches fraîches où il meurt.

La durée de la ponte s'avère extrêmement variable selon l'individu et les conditions externes, en particulier la température et l'humidité; ainsi à la température de 15 °C, une femelle peut pratiquer une galerie de 25 mm en 8 jours, tandis qu'une galerie de 60 mm exige 21 jours;

par contre, à 26 °C, deux femelles ont creusé respectivement 32 mm en 6 jours et 60 mm en 15 jours.

Les galeries larvaires

Les galeries larvaires sinueuses se détachent perpendiculairement de la galerie maternelle et augmentent progressivement de diamètre avant d'aboutir à un élargissement, la logette nymphale, bourrée de sciure excrémentielle, où la larve, à la fin de sa croissance, s'est transformée en nymphe. La cinquième mue, ou mue imaginale, a toujours

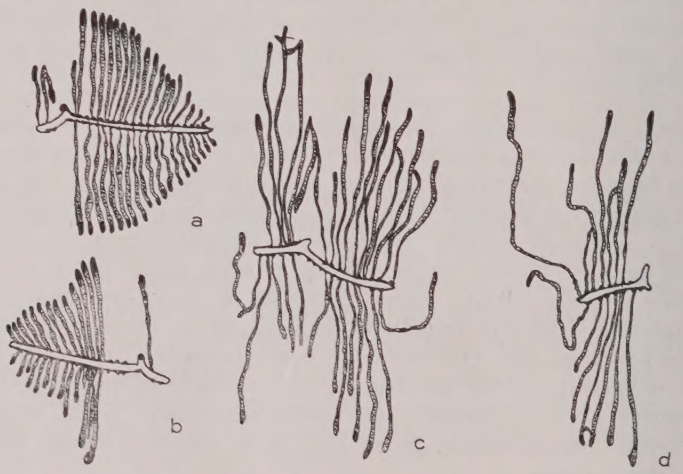

FIG. 1. — *a* et *b* : forme typique de galeries larvaires. La différence de longueur est due au parasitisme qui a empêché l'évolution larvaire à l'extrémité distale de la branche maternelle.
c et *d* : galeries maternelles et larvaires. Évolution complète en l'absence de parasitisme.

lieu dans cette logette et l'adulte y reste environ vingt jours (température 18 °C, H.R. 89 %) pour s'alimenter, devenir mature et sortir.

Les galeries larvaires sont de longueur très variable, depuis 1,5 cm jusqu'à 7,5 cm au maximum. Si les galeries larvaires sont entièrement dans les couches du liber, elles sont plus longues que sur l'aubier, car celui-ci est plus riche en substances nutritives.

Très rapprochées au départ, les galeries larvaires se séparent ensuite nettement. Lorsqu'elles se trouvent très serrées ou s'entremêlent entre elles, on constate une mortalité très élevée chez les larves, qui ne trouvent pas alors les substances nécessaires à leur développement. Très souvent d'ailleurs, dans de telles conditions, les larves qui ne peuvent disposer d'un espace suffisant en raison du voisinage des autres galeries, s'enfoncent dans la profondeur de l'aubier jusqu'à 2-3 mm environ.

Sur des échantillons moins attaqués, dont les galeries de ponte sont éloignées l'une de l'autre de 4 à 6 cm, les galeries larvaires apparaissent nettement séparées et peuvent atteindre de 3 à 6 cm de longueur, condition qui permet une évolution beaucoup plus favorable.

Le nombre de galeries larvaires, propre à chaque branche de la galerie de ponte, est en effet en rapport avec le nombre des œufs pondus, le nombre des œufs éclos et de nombreux facteurs (insectes parasites ou champignons) pouvant détruire, soit l'adulte avant qu'il ait terminé sa ponte, soit les larves au premier stade de leur évolution.

Le pourcentage d'œufs éclos varie en fonction des conditions climatiques; ainsi, une certaine proportion des œufs pondus hâtivement aux premiers jours chauds d'avril peut être ensuite détruite par un retour du froid; d'un autre côté, l'ensoleillement direct et la sécheresse (humidité du bois inférieure à 12 %) constituent également un obstacle redoutable à l'éclosion des œufs. Sur 51 systèmes de galeries avec un total de 1 230 œufs, j'ai constaté que 186 œufs ne sont pas arrivés à éclore, soit un peu plus de 15 %, ou environ 1/7; sur des échantillons maintenus à la température de 18 °C, 42 systèmes de galeries présentaient 1 360 œufs dont 56 n'ont pas donné de larves (soit 4 % environ).

Dans la nature comme au laboratoire, la progression des dégâts est étroitement dépendante des conditions d'humidité et de température, comme le montre le tableau suivant.

TABLEAU MONTRANT LA PROGRESSION DES DÉGATS CAUSÉS PAR LES GALERIES LARVAIRES

GALERIES DENSES SUR BOIS SURPEUPLÉ			GALERIES SÉPARÉES		
Température 15 °C H. R. 89 %			Température 26 °C H. R. 89 %		
Humidité du bois %	Long. de galerie creusée en 69 jours	Observations	Humidité du bois %	Long. de galerie creusée en 50 jours	Observations
15	18 mm	larve morte	15	21 mm	larve morte
15	18 mm		15	23 mm	larve morte le 5e jour
17	22 mm		17	28 mm	
38	39 mm		38	45 mm	
49	46 mm		49	62 mm	
88	17 mm	larve morte	88	51 mm	
92	12 mm	larve morte	92	37 mm	larve morte

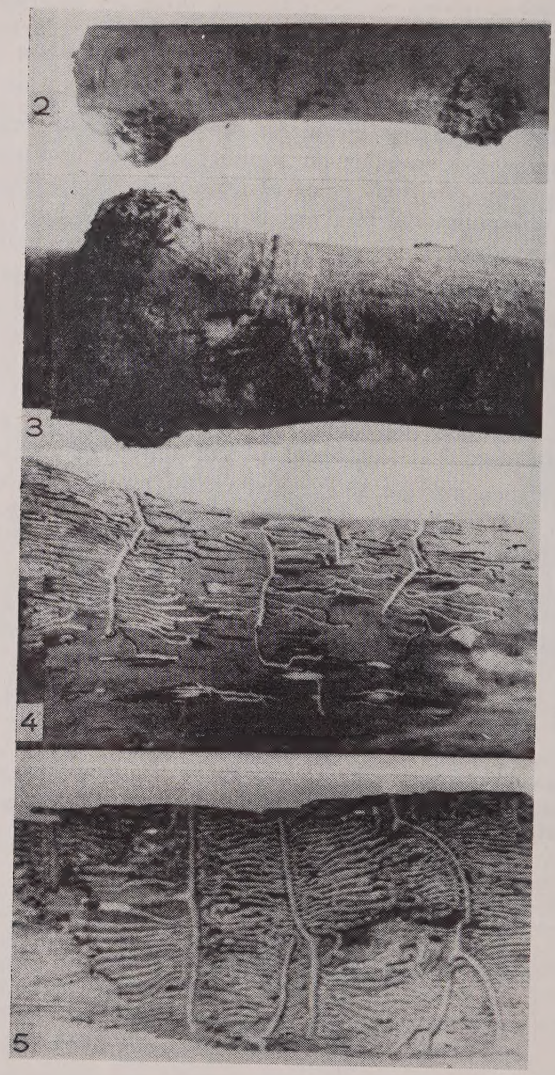

FIG. 2. — Branche de frêne de 5 cm de diamètre présentant deux excroissances dites « roses du frêne » consécutives à l'attaque par *Leperesinus fraxini* PANZ.

FIG. 3. — Sur le tronc d'un individu âgé de 30 ans (diamètre 25 cm), rose du frêne abritant 75 insectes.

FIG. 4. — Galeries maternelles et larvaires sur un échantillon peu occupé.

FIG. 5. — Galeries maternelles et larvaires dans un échantillon surpeuplé (infection expérimentale).

Il est indiscutable qu'une élévation de la température à 26 °C rende les larves plus actives; sous son influence, elles pratiquent des galeries plus longues en moins de temps, et terminent leur pleine évolution plus rapidement qu'à une température moins élevée. Mais pour cela plusieurs facteurs jouent un rôle important, c'est-à-dire non seulement la température ambiante, mais aussi l'humidité relative et surtout l'humidité du bois. Nous avons observé que dans du bois de frêne pratiquement sec (humidité 3 à 5 %) les larves de *Leperesinus fraxini* PANZ. meurent au bout de 9 jours. Par contre, si l'humidité du bois est très élevée (92 % et plus), les larves ne peuvent pas se développer. C'est entre 18 et 26 °C que se situe l'optimum de température pour une humidité relative de 89 % et une humidité du bois de 25 à 45 %. Dans ces limites, nous n'avons constaté chez les larves qu'une très faible mortalité (environ 9 %).

Les larves passent par 4 stades avant de se transformer en nymphes, qui occupent la logette nymphale pendant un temps très variable selon les conditions de température (12 jours environ à 18 °C) avant de donner naissance aux adultes immatures; ceux-ci demeurent à leur tour une vingtaine de jours dans leurs galeries où ils se nourrissent avant de sortir.

La proportion des sexes se traduit par une égalité remarquablement constante puisque sur un ensemble de 210 systèmes de galeries, totalisant 680 insectes adultes sortis, nous avons dénombré 326 mâles pour 334 femelles.

Morsures nutriciales et galeries d'hibernation

Les morsures nutriciales ou de maturation ont été fort bien étudiées pour de nombreux *Scolytidae;* celles de *Leperesinus fraxini* PANZ. sont très différentes de celles des autres espèces. On sait qu'*Ips typographus* L. par exemple, pratique ses morsures nutriciales là où il vit, devient mûr et, si les conditions le permettent (température 18 °C environ), sort pour essaimer sur de nouveaux biotopes.

Pour *Leperesinus fraxini* PANZ., il en est tout autrement car, avant d'essaimer, cette espèce pratique ses morsures nutriciales sur des branches vertes en pleine sève et pond après la maturation sexuelle. Ces morsures sont l'œuvre aussi bien de la femelle que du mâle; NOERDLINGER (p. 40), HENSCHEL (1880) et KNOCHE ont précisé que, dans ce but, les insectes s'introduisent dans l'écorce verte de la cime ou dans les tiges des jeunes perches.

Nous avons personnellement étudié au laboratoire les morsures de nutrition des insectes venant de sortir. Ces morsures, sans forme régulière, ne rappellent en rien les galeries de ponte; larges de 6 à 8 mm, elles sont enfoncées dans l'écorce.

Souvent, après avoir effectué leurs morsures nutriciales, en vue de la ponte, les insectes demeurent très longtemps sur place lorsque les conditions externes leur sont défavorables. Par exemple, si le froid survient alors que l'insecte pratique ses morsures nutriciales, il reste sans essaimer pendant tout l'hiver et les trous de pénétration jouent alors le rôle de galeries d'hibernation.

Les conditions externes, et en particulier la température, règlent en général la durée de nutrition des insectes. Ainsi, à 22 °C et H.R. 89 %, les insectes sortent pour choisir leur biotope de ponte après 29 jours de nutrition, alors qu'ils restent très longtemps dans leur lieu de nutrition si la température est basse et peuvent même, à une température de 4 °C, arrêter totalement leur activité nutriciale pour tomber en hibernation. En règle générale, les insectes n'essaiment pas lorsque la température est inférieure à 12 °C; ils séjournent alors dans les logettes d'hibernation où ils peuvent, après l'essaimage, habiter longtemps enfoncés dans l'écorce, ou entre écorce et bois, ou dans les tiges. L'attaque répétée des jeunes branches de frêne par *Leperesinus fraxini* PANZ. provoque une réaction des tissus végétaux au résultat connu depuis bien longtemps sous le nom de « rose du frêne » et qui se traduit par un renflement du liber et de l'écorce formant une nette excroissance.

Dans la région de Dingy-en-Vuache, nous avons noté un plus grand nombre de ces « roses du frêne » dans les endroits bien ensoleillés et moins élevés que dans les endroits sombres et à plus grande altitude. Dans les peuplements mixtes du Vuache (Haute-Savoie), ces excroissances sont nettement moins nombreuses que dans les régions plus basses, car les insectes préfèrent toujours hiverner dans les régions les plus chaudes.

Les générations

La question des générations de *Leperesinus fraxini* PANZ. a été très discutée. Certains auteurs acceptent deux générations annuelles (EICHHOFF, BARBEY), d'autres, comme BALACHOWSKY et RATZEBURG, une seule génération; KNOCHE et FUCHS prétendent qu'il existe des larves d'été qui ne correspondent cependant pas à une véritable seconde génération, mais seulement à une prolongation reculée dans le temps de la première génération, donc à une « génération sœur ». Ces derniers auteurs ont montré qu'après l'achèvement de la ponte du printemps des insectes abandonnent les galeries où ils ont pondu pour se rendre sur les branches ou bien à la cime de frênes, où ils s'introduisent dans l'écorce verte comme le font également les jeunes adultes qui sortent avant l'essaimage. Après y avoir exercé quelque temps une activité régénératrice, les adultes recommencent à pondre une deuxième fois (ESCHERICH, pp. 499-502).

EICHHOFF (1881, pp. 135-140) prétend qu'en Haute Alsace en 1879, à cause du printemps tardif et froid, *Leperesinus fraxini* PANZ. a essaimé pour la première fois fin mai et début juin, et à nouveau une seconde fois à partir de la mi-août. L'auteur n'admet pas l'idée de RATZEBURG selon laquelle l'insecte possède une seule génération dans l'année; il prétend par contre que les insectes de la première génération essaimant en juin-juillet peuvent pondre à leur tour jusqu'en octobre pour former une seconde génération.

Grâce à des séjours prolongés dans les forêts de Haute-Savoie, nous avons pu étudier dans la nature, et contrôler par élevage au laboratoire, l'évolution de cet insecte.

1° Le 20 juillet 1956, nous avons trouvé (Dingy-en-Vuache, alt. 600 m) des larves au quatrième stade (12 %), des larves immobiles à l'état prénymphal (26 %) et des nymphes (62 %). Le 25 août, 12 % des nymphes étaient sur le point de se métamorphoser en adultes; sur les 88 % des adultes, 33 % étaient encore immatures contre 55 % colorés, tandis que des échantillons placés à l'ombre ont montré seulement 10 à 15 % d'insectes matures à la même date.

En 1957, le 24 avril, nous avons observé, dans la même région, l'essaimage puis la ponte; des échantillons examinés en laboratoire nous ont montré le 9 juillet l'existence de larves au quatrième stade (66 %) et de nymphes (34 %) à une température de 26 °C et H.R. 89 %.

2° Des échantillons prélevés dans la nature et mis en élevage au cours de l'année 1956-1957 ont donné les résultats suivants :

a) *Température* 18 °C, *H.R.* 89 % :

Ponte du 25 avril au 15 mai;
Éclosion des premiers œufs le 9 mai;
Éclosion des derniers œufs le 3 juin;
Apparition des nymphes le 20 juillet.

Les adultes sont sortis et ont pondu dans le courant du mois d'août, mais un nombre d'œufs très réduit (5 à 7), peut-être en raison de l'absence de morsures nutriciales. Cependant, nous trouvons, début septembre, des galeries de ponte et des galeries larvaires; le 22 octobre, la population étudiée comporte 28 % de larves au quatrième stade, 32 % de nymphes et 40 % d'adultes immatures qui se sont réfugiés dans les galeries d'hibernation.

b) *Température* 26 °C, *H.R.* 89 % :

Ponte du 25 avril au 15 mai (échantillons apportés avec la ponte).
Éclosion des premiers œufs le 1er mai;
Éclosion des derniers œufs le 23 mai;
Apparition des premières nymphes le 6 juillet.

Les adultes étant sortis pendant notre mission dans les forêts de Haute-Savoie, il ne nous a pas été possible d'en préciser les conditions au laboratoire. Cependant, nous trouvons en septembre, à côté des adultes (mères) ayant déjà pénétré dans leurs galeries de nutrition, des larves qui ne peuvent pas représenter une seconde génération, car la majorité des adultes de la première génération a été trouvée dans les galeries de nutrition et n'a pondu que le 12 septembre. Nous constatons donc, en plus d'une génération complète, une génération sœur qui n'est pas une génération vraie mais une prolongation de la première ponte. Ce sont les œufs pondus le 12 septembre qui donnent naissance à une seconde génération dont les larves sont métamorphosés en nymphes le 18 décembre et en adultes le 27 janvier; mais il convient de rappeler que cette évolution est exceptionnelle car les insectes se trouvent dans des conditions très favorables (température 26 °C, H.R. 89 %). Dans la nature, au contraire, il n'existe qu'une seule génération, comme nous l'avons constaté au cours de nos trois années de recherches en Haute-Savoie. Contrairement à plusieurs autres espèces de *Scolytidae* (*Ips typographus* L., *Pityogenes chalcographus* L.), *Leperesinus fraxini* PANZ. n'a, en principe, pas de seconde génération dans les conditions naturelles (sauf lors d'un été très chaud et prolongé), sans doute en raison de son comportement exigeant qui demande une température très favorable. D'autre part, tandis que les jeunes adultes d'*Ips* et de *Pityogenes* demeurent un temps extrêmement variable à l'intérieur de leur biotope où ils se nourrissent avant d'essaimer, *Leperesinus fraxini* PANZ. est incapable d'essaimer sans pratiquer de morsures de nutrition sur des branches ou des tiges fraîches. Après sa sortie, il perd ainsi au moins 25 à 30 jours, dits de nutrition ou de maturation, avant de chercher un nouveau biotope pour y pondre. Dans la nature, c'est souvent au moment où *Leperesinus fraxini* PANZ. devrait sortir en août ou septembre, pour pratiquer ses morsures de nutrition, que survient la mauvaise saison qui empêche l'essaimage. C'est pourquoi si, au laboratoire (température 18 °C, H.R. 89 % et température 26 °C, H.R. 89 %) *Leperesinus fraxini* peut avoir une seconde génération dans l'année, celle-ci est difficile dans la nature, malgré les affirmations des anciens auteurs qui n'avaient pas songé à la possibilité, fréquente en pratique, d'une prolongation de la première ponte, d'ailleurs limitée à une très faible minorité.

Facteurs d'extension et de limitation des populations

L'étude des causes d'extension ou de limitation des populations de *Leperesinus fraxini* PANZ. est assez difficile en laboratoire, en raison de la complexité des facteurs qui la déterminent dans la nature. A ce sujet, résumons brièvement l'essentiel de nos observations.

La composition des peuplements joue ici un rôle très important

car, dans les peuplements mixtes en bon état, le frêne ne présente pas de pouvoir attractif pour *Leperesinus* surtout si, à l'époque de l'essaimage, la plante hôte jouit d'une santé vigoureuse.

Mais dans les peuplements les conditions varient à la fois dans le temps et dans l'espace et l'on y rencontre simultanément des arbres tout à fait sains, des arbres apparemment sains, des arbres souffreteux et des troncs abattus. Si *Leperesinus fraxini* PANZ. montre une prédilection marquée pour les troncs fraîchement abattus et les arbres souffreteux, il n'hésite pas cependant à attaquer des arbres tout à fait sains.

Les facteurs principaux de l'extension de cette espèce sont donc la monoculture du frêne, les blessures sur le tronc des frênes, la présence d'arbres dominés et souffreteux dans les peuplements de taillis, la présence de troncs ou de branches abattus, la mauvaise adaptation de l'arbre au terrain et enfin des conditions externes (surtout température et humidité) plus ou moins propices à l'essaimage. D'une façon générale, tous les facteurs défavorables au frêne, son hôte normal, favorisent l'augmentation des populations de *Leperesinus fraxini* PANZ.

Parmi les facteurs de limitation de cet insecte, citons par contre la résistance des frênes en pleine croissance et les températures extrêmes.

La température constitue en effet un élément essentiel pour l'évolution des larves et des adultes et sur ce point nous avons constaté au laboratoire qu'à 26 °C les œufs pondus le 25 avril et éclos le 2 mai ont donné naissance aux nymphes le 9 juillet, alors qu'une température de 10 °C provoque un ralentissement général des activités nutriciales et du développement larvaire.

Notre but n'étant pas d'étudier la température préférentielle de *Leperesinus*, nous nous bornons ici à indiquer l'essentiel de nos conclusions quant à l'action respective des hautes et basses températures sur la vie de cette espèce. L'exposition à la chaleur de populations de *Leperesinus*, placées dans des boîtes de Pétri garnies de sciure stérile, se traduit par une mortalité proportionnelle, d'une part à l'élévation de la température, et d'autre part à la durée de l'exposition.

Les adultes et les larves vivent normalement jusqu'à 40 °C: seuil de la torpeur par la chaleur; ils peuvent supporter une température de 50 °C pendant 15 minutes environ sous une humidité relative de 72 %, mais leur résistance ne dépasse pas 4 à 5 minutes lorsque l'humidité tombe à 20 %. Enfin, même pour une humidité de 80 %, larves et adultes meurent en 5 minutes lorsque la température atteint 55 °C.

L'action du froid sur les Scolytides n'a encore jamais fait l'objet de recherches poussées; en effet, l'étude de VITE J. P. (1952) sur la température préférentielle d'*Ips typographus* L. n'englobe pas les basses températures.

Herter (1953, p. 117) précise simplement que la température optimum (Vorzug-temperatur) pour certains *Scolytidae* varie selon l'espèce et son accoutumance à un milieu donné.

Personnellement, nous avons constaté qu'en 1956, année à été frais, *Leperesinus fraxini* panz. acheva une génération complète dans la nature le 2 septembre, alors qu'en laboratoire, les premières sorties avaient eu lieu dès le 9 juillet. Cette espèce semble donc très sensible à l'influence du froid et c'est pour approfondir ce point que nous avons réalisé, sur des insectes ayant vécu jusqu'alors dans les conditions du laboratoire, les expériences suivantes :

Première expérience : Après un séjour de 36 jours à — 7 °C, la mortalité se chiffre à 15 % pour les larves, 23 % pour les adultes matures et 52 % pour les adultes immatures.

Deuxième expérience : Transposés brusquement à — 20° C les insectes ne peuvent s'adapter à cette température et meurent au bout de 3 heures.

Troisième expérience : Dans ce cas, les insectes sont au contraire amenés progressivement de + 18 °C jusqu'à — 20 °C par passages d'une semaine à — 3 °C, puis à — 10 °C ; au bout de 3 heures, la mortalité n'est ici que de 56 % pour les larves, 61 % pour les adultes matures et 78 % pour les adultes immatures.

Si l'on prolonge cette expérience pendant cinq jours, la mortalité atteint alors 100 % aussi bien pour les larves que pour les adultes matures et immatures.

De l'ensemble des expériences sur les variations de température, nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

1° La mortalité augmente aux très basses températures (— 25° et — 30 °C) ;

2° L'insecte peut s'adapter, dans une certaine mesure, à des conditions défavorables car la survie est plus importante lorsque les modifications sont progressives ;

3° Le milieu naturel constitue une protection non négligeable puisque la mortalité apparaît sensiblement réduite si l'expérience porte sur des populations enfoncées entre écorce et bois ;

4° Enfin, la résistance varie à la fois selon le stade (les adultes immatures étant moins résistants que les insectes matures, eux-mêmes plus sensibles que les larves) et, pour un stade donné, selon les individus, chacun d'eux disposant d'une résistance qui lui est propre.

Les expériences précédentes ont permis en outre de déterminer, en fonction de la température, différentes zones d'activité.

Quatrième expérience :

TEMPÉRATURES SUCCESSIVES (durées d'exposition alternativement de 8 heures et de 16 heures)			POURCENTAGE DE MORTALITÉ EN BOITES DE PETRI			POURCENTAGE DE MORTALITÉ DANS LE BOIS		
			Larves	Adultes matures	Adultes immatures	Larves	Adultes matures	Adultes immatures
+ 18°	— 10°	+ 18°	80	100	100	0	0	0
+ 18°	— 15°	+ 18°	100	100	100	40	60	60

Cinquième expérience

TEMPÉRATURES SUCCESSIVES (durées d'exposition alternativement de 8 heures et 16 heures)													POURCENTAGE DE MORTALITÉ EN BOITES PETRI			POURCENTAGE DE MORTALITÉ DANS LE BOIS		
													Larves	Adultes matures	Adultes immatures	Larves	Adultes matures	Adultes immatures
+ 18°	+ 3°	— 7°	— 10°	— 15°	— 20°	— 25°	— 20°	— 15°	— 10°	— 7°	+ 3°	+ 18°	100	100	100	100	100	100
+ 18°	+ 3°	— 7°	— 10°	— 15°	— 20°			— 15°	— 10°	— 7°	+ 3°	+ 18°	100	100	100	40	60	80
+ 18°	+ 3°	— 7°	— 10°	— 15°					— 10°	— 7°	+ 3°	+ 18°	50	70	90	20	30	50
+ 18°	+ 3°	— 7°	— 10°							— 7°	+ 3°	+ 18°	0	10	30	0	0	20

Sixième expérience

TEMPÉRATURES SUCCESSIVES (durées d'exposition 72 heures)									POURCENTAGE DE MORTALITÉ EN BOITES DE PETRI			POURCENTAGE DE MORTALITÉ DANS LE BOIS		
									Larves	Adultes matures	Adultes immat.	Larves	Adultes matures	Adultes immat.
+ 3°	— 7°	— 10°	— 15°	— 20°	— 15°	— 10°	— 7°	+ 3°	+ 18°	100	100	100	80	100	100
+ 3°	— 7°	— 10°	— 15°			— 10°	— 7°	+ 3°	+ 18°	80	100	100	50	80	90

A ces onze zones correspondent onze phases de vitalité qui s'échelonnent comme suit, de la température la plus froide à la température la plus chaude :

a) au-dessous de — 20 °C	mort par le froid;
b) — 20° à — 15 °C	limite inférieure de la vie;
c) — 15° à + 5 °C	torpeur par le froid;
d) + 5° à + 8 °C	limite inférieure de l'activité;
e) + 8° à + 13 °C	activité modérée;
f) + 13° à + 17 °C	activité normale;
g) + 17° à + 30 °C	optimum d'activité;
h) + 30° à + 40 °C	hyperactivité;
i) + 40° à + 48 °C	torpeur par la chaleur;
j) + 48° à + 53 °C	limite supérieure de la vie;
au-delà de 53 °C	mort par la chaleur.

Dans la nature le comportement de l'insecte est analogue car, selon la température il s'envole pour essaimer, ralentit son activité et demeure à l'intérieur de la plante hôte sans pouvoir sortir ou tombe en hibernation.

Pour préciser la limite de cette torpeur par le froid (zone *c*) nous avons effectué en laboratoire divers tests dont voici les résultats :

Les adultes matures vivant habituellement à 22 °C cessent tout mouvement en quatre minutes lorsqu'on les place à — 7 °C. Si on les ramène alors à la température initiale, ils reprennent leur activité qui se manifeste au bout de 2 minutes par une agitation des pattes et des antennes; au bout de 3 minutes, 90 % peuvent marcher et se déplacer normalement. Mais si on les ramène à 22 °C après, non plus 4, mais 15 minutes à — 7 °C, l'activité ne réapparaît qu'en 3 minutes

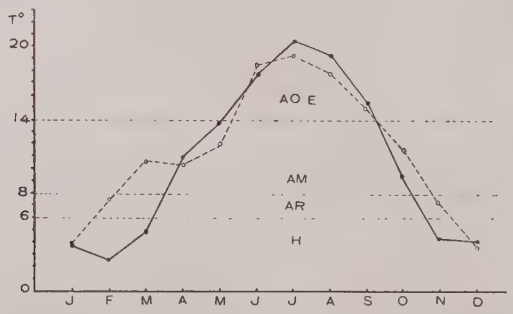

Fig. 6. — Courbes comparées de l'activité des insectes en fonction de la température mensuelle moyenne : trait plein, Annecy en 1955; trait pointillé, dans le jardin de l'Institut national agronomique (Paris) en 1956. Noter la présence de quatre zones : zone d'hibernation (H); zone d'activité réduite (AR); zone d'activité moyenne (AM); zone d'activité optimum et d'essaimage (AOE).

30 secondes. Enfin, si le séjour à — 7 °C est porté à 6 jours, la reprise de l'activité après retour à 22 °C exige un délai beaucoup plus long : 45 minutes pour les premiers mouvements d'ailleurs très lents et accompagnés de nombreuses chutes sur le dos; au bout de 69 minutes, l'insecte peut se déplacer, mais il parcourt 3 cm en 10 secondes au lieu de 5 cm en 7 secondes, comme un insecte du même stade demeuré constamment à 21 °C. L'insecte peut même ensuite s'envoler si on le **replace à 26 °C pendant 45 minutes.**

Soumis par paliers progressifs (16 heures à 18 °C, 8 heures à 3 °C et 6 jours à — 7 °C) à une température de — 12 °C pendant 4 jours, les insectes ramenés ensuite à 22 °C demeurent 3 h 10 mn avant de manifester les premiers signes d'activité; à partir de ce moment il ne leur faut que 28 minutes pour marcher, mais un parcours de 3 cm exige de 34 à 46 secondes; enfin, ils s'envolent au bout de 4 h 20 mn **à 26°, ou 2 h 46 mn à 36 °C.**

Faute du matériel nécessaire, il n'a pas été possible d'enregistrer la température du corps même des insectes lors des différents stades d'hibernation provoquée. Il aurait été cependant extrêmement intéressant de chercher à déterminer le degré d'activité en fonction de la température du milieu d'une part et de la température de l'insecte d'autre part. En l'absence de ce dernier élément, les conclusions précédentes nous permettent cependant de nous faire une idée de **l'activité de *Leperesinus* selon la température.**

Dans ce but, nous donnons les courbes des températures d'Annecy (altitude 450 m, conditions analogues à celles de Dingy-en-Vuache) et de Paris-Montsouris (conditions analogues à celles de nos élevages dans le jardin de l'Institut National Agronomique).

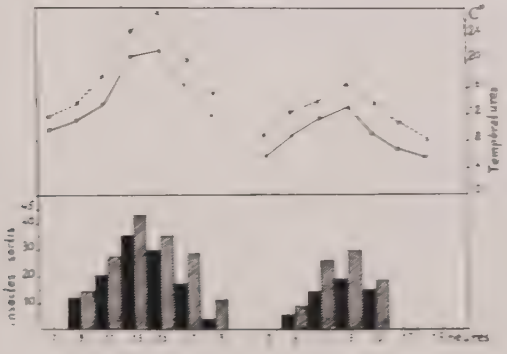

FIG. 7. — Nombre d'insectes essaimant au cours de deux journées d'avril, en noir à l'ombre, en hachures au soleil. La température est indiquée dans la partie supérieure du graphique : en ligne continue : température à l'ombre ; en **pointillé : température au soleil.**

De ces courbes, nous pouvons déduire que, au moins pendant les années froides comme 1955, 1956 et 1957, *Leperesinus* ne peut accomplir qu'une seule génération, parfois prolongée par une génération sœur. En effet, si quelques journées ensoleillées de septembre (température maximum 20 °C) permettent aux jeunes adultes de sortir, la température moyenne interdit tout véritable essaimage et entraîne la destruction d'un très grand nombre d'œufs et de larves au cours de l'hiver.

Si la température, par ses extrêmes ou ses variations brusques, met obstacle à l'évolution de *Leperesinus*, divers parasites (Cryptogames et Hyménoptères) contribuent également à en limiter le développement.

Au cours de nos recherches sur la biologie et le parasitisme des *Scolytidae*, nous avons eu l'occasion d'observer à Dingy-en-Vuache (Haute-Savoie), chez les larves et les adultes de *Leperesinus fraxini* PANZ., une mortalité élevée due à un champignon, *Paecilomyces (Spicaria) variotei* BAINIER. Le développement de la maladie dépendant dans une large mesure des conditions extérieures (température et humidité) très variables dans la nature, la mortalité des insectes, qui peut atteindre 80 % en laboratoire, ne dépasse jamais 10 à 15 % dans les conditions naturelles.

Une étude détaillée a déjà été publiée sur ce sujet (C. CHARARAS, 1957, *Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr.*, 36 (3), 145-155).

Aussi bien dans la nature qu'au laboratoire, des échantillons de *Fraxinus excelsior* attaqués par *Leperesinus fraxini* PANZ. nous ont fourni de nombreux Hyménoptères parasite

1. *Cheirophachys colon* L.
2. *Pteromalus bimaculatus* NEES.
3. *Cheiropachys obscuripes* BRUE
4. *Cerocephala cornigera* WESTW
5. *Dinotiscus bidentulus* THS.
6. *Dinotiscus capitatus* FORST.
7. *Eurytoma morio* BOH.
8. *Spathius rubidus* ROSSI.
9. *Coeloides melanotus* WESM.
10. *Coeloides filiformis* RATZ.
11. *Coeloides sp.* (voisine de *filiformis* RATZ.)
12. *Dendrosoter protuberans* NEES.

Nous nous bornons ici à citer ces différents Hyménoptères observés dans la nature (Dingy-en-Vuache, Haute-Savoie) qui peuvent diminuer sensiblement les populations de *Leperesinus*. Ainsi, sur divers échantillons de *Fraxinus excelsior*, nous avons dénombré respectivement :

a) *Sur un échantillon de* 12 *cm sur* 22 *cm, soit* 264 *cm²* :

11 galeries de ponte comportant 320 encoches dont 60 où l'œuf n'a pas éclos.

18 parasites à l'état de cocon
32 parasites à l'état de larve } 50 parasites

189 trous de sortie (dont il faut déduire les trous d'entrée des 11 parents).

Résultats : Population sortie : 189 — 11 = 178 adultes, soit un pourcentage de $178 \times \frac{100}{320} = 55{,}6\ \%$; pourcentage de parasitisme de : $50 \times \frac{100}{320} = 15{,}6\ \%$.

b) *Sur une surface de frêne de* 14 *cm de large et* 28 *cm de long, soit* 392 *cm²* :

21 galeries de ponte.
522 encoches de ponte.
29 parasites sous forme de cocon
51 parasites sous forme de larves } 80 parasites.
326 insectes sortis.

Résultats : Population sortie : $326 \times \frac{100}{522} = 62{,}4\ \%$: Parasitisme : 24,5 %.

L'étude détaillée de ces différents facteurs permet de conclure que le milieu tend à maintenir en équilibre les populations de *Leperesinus* par son double rôle, qui tantôt favorise et tantôt limite leur multiplication, selon que dominent les facteurs favorables ou défavorables à l'espèce considérée.

(*Laboratoire de Zoologie de l'Institut National Agronomique.*)

RÉSUMÉ

Des observations faites sur la biologie de *Leperesinus fraxini* PANZ. dans les forêts de Haute-Savoie et au laboratoire, nous concluons à l'existence d'une seule génération dans la nature, avec possibilité d'une prolongation de la ponte (génération-sœur) ; par contre, les conditions beaucoup plus favorables du laboratoire autorisent l'évolution d'une seconde génération.

Les galeries maternelles, doubles, forment une accolade dont le crochet médian (ou vestibule central) se situe soit au-dessus soit au-dessous du système, et dont les deux branches apparaissent de longueurs respectives très variables, sans qu'il soit possible d'établir de loi statistique quant à l'interdépendance de ces divers éléments. Une variation très sensible a été relevée, par contre, dans la longueur des galeries larvaires selon qu'elles sont établies sur un échantillon peu occupé ou très attaqué.

Une étude particulière de l'influence des hautes et basses températures sur le comportement des larves et adultes a permis de vérifier que, dans la nature,

les températures extrêmes peuvent entraîner une mortalité importante constatée au laboratoire au-dessous de — 20 °C et au-delà de + 55 °C.

Enfin, cette note rappelle le rôle joué par un champignon (*Paecilomyces variotei* BAINIER), et par certains Hyménoptères parasites, dans la limitation des populations de *Leperesinus*.

ZUSAMMENFASSUNG

Unsere in den Wäldern vom Department Haute-Savoie sowie im Laboratorium gemachten die Biologie des *Leperesinus fraxini* PANZ. betreffenden Untersuchungen lassen feststellen, dass diese Borkenkäferart im Freien nur eine Generation, zuweilen noch eine Geschwistergeneration, jährlich entwickeln kann, und dass die günstigeren Laboratoriumszustände einem zweiten Generationzyklus Platz geben können.

Das zweigliederische Gangsystem zeichnet eine Klammer, wovon die « Zentralflur » (das zwischen den zwei Brutgängen befindlichen Häckchen) bald unten bald oben liegt; die Länge der Brutgänge ist recht verschieden. Es weisen alle diese Erscheinungen gar keine statistiche Regel miteinander. Die Verschiedenheit des Larvengänge dagegen hängt von der Befalldichte ab.

Es wurde eine besondere Untersuchungenreihe des Temperatureinflusses über Larven- und Erwachsenen-Einwicklung gewidmet; im Freien können die Extremen tödlich einwirken; im Laboratorium gehen die Insekten der Art durch Temperaturen unterhalb — 20 °C und oberhalb + 55 °C zu Grunde.

Zum Schlusse wird an die Schmarotzei errinnert, die mittels eines Pilzes (*Paecilomyces variotei* BAINIER) sowie verschiedenen Hautflügler die Befalldichte des *Leperesinus* begrenzen kann.

BIBLIOGRAPHIE

BALACHOWSKY, A. — 1949. Coléoptères *Scolytoidea*. — *Faune de France*, 50, P. Lechevalier, Paris. 320 p., 300 fig.

BARBEY, A. — 1913. Traité d'entomologie forestière. — *Berger-Levrault*, Paris, 624 p., 363 fig., 7 pl.

BADOUX, H. — 1898. L'Hylésine du frêne sur *Juglans nigra*. — *Schw. Zeit. Forstw.*, p. 210.

BUGNION, E. — 1886. Les mœurs d'*Hylesinus oleiperda* F. — *Mitt. Schweiz. Entom. Gesell.*, p. 218.

CECCONI, G. — 1924. Manuale di entomologia forestale. — Padova, 680 p., 786 fig.

CHAPMAN, Th. A. — 1868. Note on *Hylesinus crenatus*. — *Ent. m. Mag.*, **4**, p. 231.

EICHHOFF, W. — 1881. Die europäischen Borkenkäfer. — *J. Springer*, Berlin, 315 p., 109 fig.

ESCHERICH, K. — 1923. Die Forstinsekten Mitteleuropas, tome II. — *P. Parey*, Berlin, 663 p., 335 fig.

HENSCHEL, G. — 1880. Die Rindenrose der Esche und *Hylesinus fraxini*. — *Zeit. f. gesamte Forstwesen*, **6**, 514-516.

HERTER, K. — 1953. Der Temperaturs in der Insekten. — *Duncker & Humblot*, Berlin, 378 p., 130 fig.

GRAHAM, S. A. — 1924. Temperature as a limitting factor in the life of subcortical insects. — *J. ec. Ent.*, **17**, 377-383.

KNOCHE, E. — 1904. Beiträge zur Generationfrage Borkenkäfer. — *Forst. Wiss. Zentrallbl.*, p. 73.

MADON, S. — 1910. Attaque d'*Hylesinus oleiperda* F. — *Ann. Soc. H.N. Toulon*, p. 67-68.

UVAROV, B. P. — 1931. Insects and climate. — *Trans. ent. Soc. of London*, 247 p.

VITÉ, J. P. — 1952. Temperaturversuche und *Ips typographus* L. — *Zool. Anz.*, **149**, 195.

QUELQUES DONNÉES NOUVELLES RELATIVES AU CYCLE ÉVOLUTIF DE L'*ENTYLOMA* DU DAHLIA

PAR

Mme D. Grouet (*)

Introduction

L'*Entyloma Dahliae* sydow provoque, comme nous l'avons déjà signalé (1) de sérieux dégâts, au printemps, sur les boutures de Dahlia élevées sous châssis.

Les premiers symptômes du parasitisme de cette Ustilaginale apparaissent, à la face inférieure des feuilles, sous forme de petites macules blanchâtres, auxquelles correspondent bientôt, à la face supérieure, des taches vert clair, irrégulières ou grossièrement arrondies. La tache s'accroît plus ou moins rapidement et, au cours de son évolution, peut présenter, en surface, une très légère efflorescence blanche dont la constitution et le développement sont particulièrement étudiés dans le présent travail.

Compte tenu des travaux relativement peu nombreux concernant la biologie de l'*Entyloma Dahliae*, nos observations ont mis en évidence l'existence d'une certaine confusion quant au rôle dévolu aux différentes formes végétatives du champignon et à la désignation de celles-ci.

Le schéma habituellement décrit pour représenter le cycle évolutif du parasite est le suivant : la chlamydospore germe en donnant un promycélium à l'extrémité duquel se forment des « sporidies primaires », puis des « sporidies secondaires ».

Or, au cours du développement de l'*Entyloma* du Dahlia, nous avons noté l'apparition de formations blanchâtres constituées à la face supérieure par des spores analogues, apparemment, aux « sporidies secondaires », mais dont l'abondance et la formation évoquent le stade conidien mentionné chez d'autres espèces d'*Entyloma*.

(*) Nous remercions bien vivement Mme R. Heim et Mme A. Caldron, pour les conseils qu'elles ont bien voulu nous donner au cours de la réalisation de ce travail.

D'autre part, nous avons constaté la présence d'une deuxième forme de spores non encore signalée sur l'*Entyloma Dahliae :* s'agit-il d'un hyperparasite ou d'une autre forme conidienne semblable à celle observée chez l'*Entyloma serotinum* SCHROET., par exemple?

En outre, PAPE (2), contrairement à GREEN (3), a rapporté l'existence de fusions entre les « sporidies primaires ». En réalité, ces « ponts » sont-ils fréquents et quel est leur rôle?

Ces problèmes demandaient donc à être éclaircis, et ils nous ont conduit à reprendre, dans son ensemble, l'étude des différentes phases de la vie parasitaire de l'*Entyloma Dahliae* et notamment, du comportement nucléaire de chacune d'elles.

LES DIFFÉRENTES FORMES VÉGÉTATIVES DU CHAMPIGNON.

Des coupes transversales effectuées au niveau des taches de l'*Entyloma Dahliae* nous ont montré l'existence de deux formes de « spores exogènes » et la présence de chlamydospores au sein des tissus malades.

1. « *Spores exogènes* ».

Lorsque l'état hygrométrique de l'air est élevé au printemps, dans les couches, et en automne, par suite des arrosages intensifs ou des pluies fréquentes, on peut observer, à la face supérieure des taches, de petites touffes blanchâtres qui sortent, d'abord, par les stomates (*fig.* 1) puis qui, en se développant, font éclater le tissu épidermique. Ces formations sont constituées par des faisceaux de spores hyalines, en forme d'aiguille, légèrement incurvées, de 40 à 70 μ de long sur 2 μ de large. Elles sont pointues à leur extrémité libre, légèrement tronquées au niveau de leur insertion sur le rameau mycélien.

Chez certaines espèces d'*Entyloma* (*Entyloma serotinum* SCHROET. sur *Symphytum*, *Entyloma Ficariae* (BERK.) FISCH. V. WALDH. sur Ficaire), chez lesquelles leur développement est fréquent et très abondant, elles ont été considérées souvent comme des « conidies ». VON HÖHNEL (4), en 1924, a même proposé le nom d'*Entylomella* ou de *Cylindrosporium* pour désigner ce stade apparemment imparfait du champignon.

A la face inférieure des taches de l'*Entyloma* du Dahlia, peuvent apparaître également de petites formations blanchâtres (*fig.* 1) constituées alors par des spores plus courtes que les précédentes (15 μ en moyenne sur 3 μ) et beaucoup moins nombreuses. Lorsque l'humidité atmosphérique est très élevée et que le développement de ces deux sortes de spores est relativement abondant, on peut les trouver, en mélange, tant à la face supérieure qu'à la face inférieure des taches. Leur observation en place, a pu être faite sur des feuilles malades décolorées par trempage, pendant 3 heures, dans un mélange d'alcool à 95° (3 parties) et d'acide acétique (1 partie), puis maintenues une

nuit dans du lactophénol (1) et de l'alcool (1) (méthode de POWELSLAND, 1954) (5). Les touffes sporifères, colorées au bleu coton, apparaissent bien par transparence.

En coupe, au niveau des taches, les chambres sous-stomatiques sont remplies d'un abondant stroma mycélien en relation avec les « spores exogènes ». Celles-ci appartiennent bien à l'*Entyloma*, car des inoculations effectuées à partir de ces formes redonnent les symptômes de la maladie. Le mode de formation de ces spores semble confirmer, au premier abord, l'hypothèse de l'existence de « conidies » chez l'*Entyloma Dahliae*.

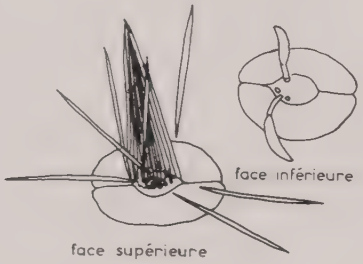

FIG. 1 : Sortie des « spores exogènes », par les stomates des feuilles.

KAISER (6) pense que, sur les Borraginacées, les « conidies d'*Entyloma* se développent sur l'hôte avant la formation des chlamydospores. Par contre, sur Dahlia, où nous avons suivi attentivement le développement d'inoculations d'*Entyloma Dahliae*, dès l'apparition de la macule blanchâtre à la face inférieure des feuilles, il y a formation de chlamydospores avant présence manifeste de « conidies ».

2. *Chlamydospores.*

Les chlamydospores apparaissent sur les hyphes mycéliens qui circulent entre les cellules des tissus palissadique et lacuneux. Elles sont grossièrement arrondies, parfois comprimées sur les côtés. Elles mesurent 13 à 16 μ de diamètre et possèdent une membrane épaisse, brune. Ces spores de repos sont capables de germer, « *in situ* », sans avoir besoin d'être libérées.

Cependant, afin de mieux suivre le développement des différentes phases de leur germination, nous avons isolé, par dilacération, les chlamydospores et nous les avons déposées sur des lames recouvertes d'eau gélosée à 2 %, maintenues en chambre humide. Au moment de l'observation, une coloration à la deltapurpurine en solution aqueuse à 1 % permet de bien suivre le développement des germinations.

La chlamydospore germe en donnant un promycélium à l'extrémité duquel se forme une couronne de « sporidies primaires » dont le nombre

peut varier de 2 à 6. Dans l'ensemble des essais de germination effectués à différentes températures, nous n'avons rencontré que rarement la présence de fusion entre « sporidies primaires ». Lorsque ces anastomoses ou « ponts » existent, elles peuvent apparaître soit à la base, soit à l'extrémité de spores (planche I, A).

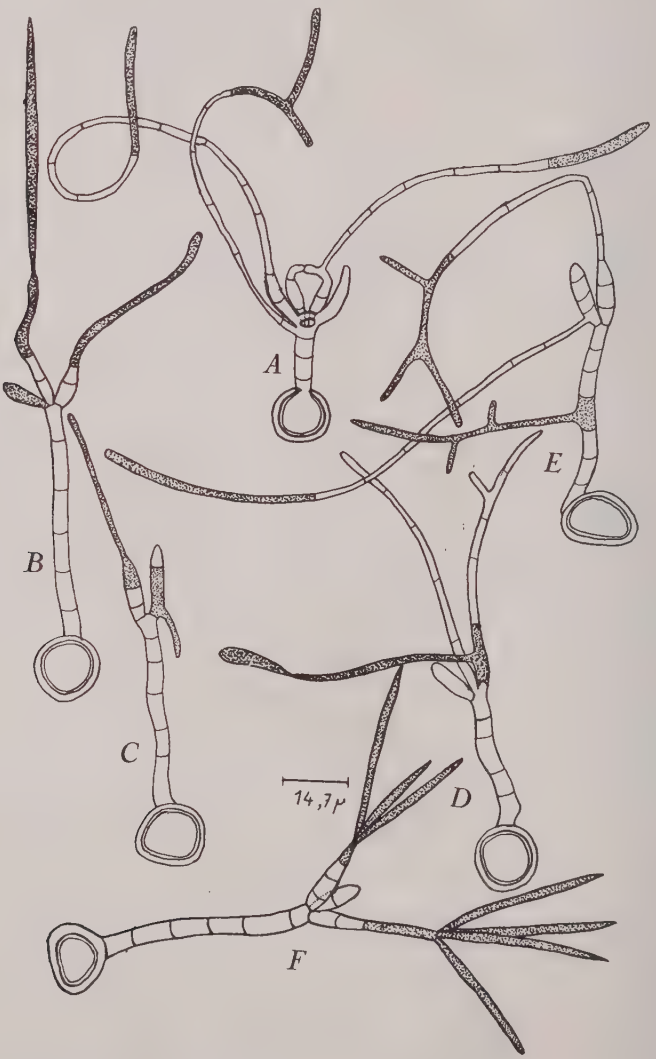

Planche I : Différents stades de germination des chlamydospores de l'*Entyloma Dahliae* après coloration à la deltapurpurine.

Mais, comme nous le verrons dans l'étude des noyaux, ces formations ne joueraient peut-être qu'un rôle purement végétatif et non sexuel. D'ailleurs, nous avons pu remarquer des chlamydospores dont toutes les sporidies germent isolément, ce qui semble bien indiquer l'absence de toute fusion sexuelle préalable.

Chaque sporidie germe soit par la base, soit par l'extrémité (planche I, C et E) en donnant un filament plus ou moins long sur lequel peuvent prendre naissance des spores en aiguille (planche I, B et F) ou bien, beaucoup plus rarement des spores plus courtes (planche I, D). Ces deux formes sont analogues, au premier abord, aux « spores exogènes » précédemment décrites. Mais les premières apparaissent beaucoup plus fréquemment que les secondes, ce qui correspond aux observations faites directement sur des plantes malades.

Promycélium, « sporidies », et filaments issus de celles-ci se vident de leur cytoplasme au fur et à mesure de leur croissance. Il apparaît même des fausses cloisons.

L'étude de la germination des chlamydospores nous a donc conduit à la formation de « sporidies primaires » ne fusionnant que rarement entre elles et pouvant donner naissance à des spores en aiguille auxquelles certains auteurs ont donné le nom de « sporidies secondaires ».

D'autre part, sur du matériel frais, nous avons pu observer, sous des conditions favorables, la présence abondante de spores allongées dont le mode de formation pourrait correspondre à celui des « conidies ».

Quelles relations existe-t-il alors, chez l'*Entyloma Dahliae*, entre les « sporidies secondaires » et les « conidies » apparemment identiques morphologiquement? Y a-t-il vraiment fusion au niveau des « ponts » lorsque ceux-ci sont présents? Seule une étude de l'évolution nucléaire du champignon semble permettre de répondre à ces questions.

Étude cytologique

Elle a porté d'une part, sur les « conidies » prélevées directement sur la plante malade et, d'autre part, sur les différentes phases de la germination des chlamydospores.

1. Coloration nucléaire des « conidies ».

a) *Technique :*

La meilleure fixation a été obtenue en déposant directement sur la tache porteuse de touffes blanchâtres une goutte de liquide de Flemming faible :

Acide osmique à 2 %	4 cm³
Acide chromique à 0,5 %	15 cm³
Acide acétique cristallisable	1 cm³
Eau distillée	20 cm³

Le fixateur est laissé 15 à 20 minutes en contact avec la feuille; puis, les spores sont libérées en frottant légèrement la surface de la tache avec une baguette de verre effilée. Le fixateur contenant ainsi les « conidies » est pipeté et déposé sur une lame enduite d'albumine glycérinée. Le liquide est évaporé à l'air libre et beaucoup de spores restent ainsi collées à la lame. Un léger lavage permet de débarrasser la préparation du fixateur. A nouveau, les lames sont séchées.

La coloration proprement dite est alors effectuée par trempage, pendant une demi-heure, dans une solution aqueuse de violet de gentiane à 1 %. Les lames sont ensuite rapidement lavées et passées successivement dans des Borrels contenant une solution iodo-iodurée (1 g iode + 2 g IK dans 300 cm^3 d'eau), de l'alcool absolu, de l'essence de girofle. La régression se fait sous le microscope après ce dernier passage. Lorsque la coloration voulue est obtenue, les lames sont placées dans du xylène et montées au baume du Canada.

b) *Observation :*

Les « conidies » en forme d'aiguille présentent en général 3 noyaux quiescents, quelquefois 4, rarement 2 (*fig.* 2, A); les « spores exogènes », plus courtes, en possèdent aussi le plus souvent 3 qui sont groupés au centre de la spore (*fig.* 2, B).

Fig. 2 : Constitution nucléaire des deux formes conidiennes observées chez l'*Entyloma Dahliae.*

2. Coloration nucléaire des différentes phases de la germination des chlamydospores.

a) *Technique :*

Les germinations sont réalisées, comme précédemment, sur lames gélosées placées en milieu humide. Lorsqu'elles ont atteint le stade désiré (depuis la formation du promycélium jusqu'à l'apparition des « conidies ») quelques gouttes de Flemming faible sont déposées sur la lame pendant 15 à 20 minutes (méthode Hanna) (7). L'excès de fixateur est alors enlevé avec un papier buvard, puis les lames sont lavées avec précaution et séchées afin de fixer la gélose et d'éviter qu'elle ne se décolle lors de la coloration. Celle-ci est ensuite effectuée au violet de gentiane comme dans le cas des « conidies ».

b) *Observation :*

Des coupes effectuées dans des taches jeunes, fixées au Nawaschine et colorées au Feulgen, nous ont montré la présence de 2 noyaux dans des chlamydospores n'ayant pas encore atteint leur maturité. Ces 2 noyaux fusionnent, par la suite, dans les spores mûres.

La chlamydospore prête à germer (planche II. A) possède un seul noyau diploïde qui ne se divise pas dans la spore, mais passe directement dans le promycélium lorsque ce dernier a atteint une certaine longueur (planche II. B et C). Nous supposons qu'à ce stade-là, une réduction chromatique a lieu.

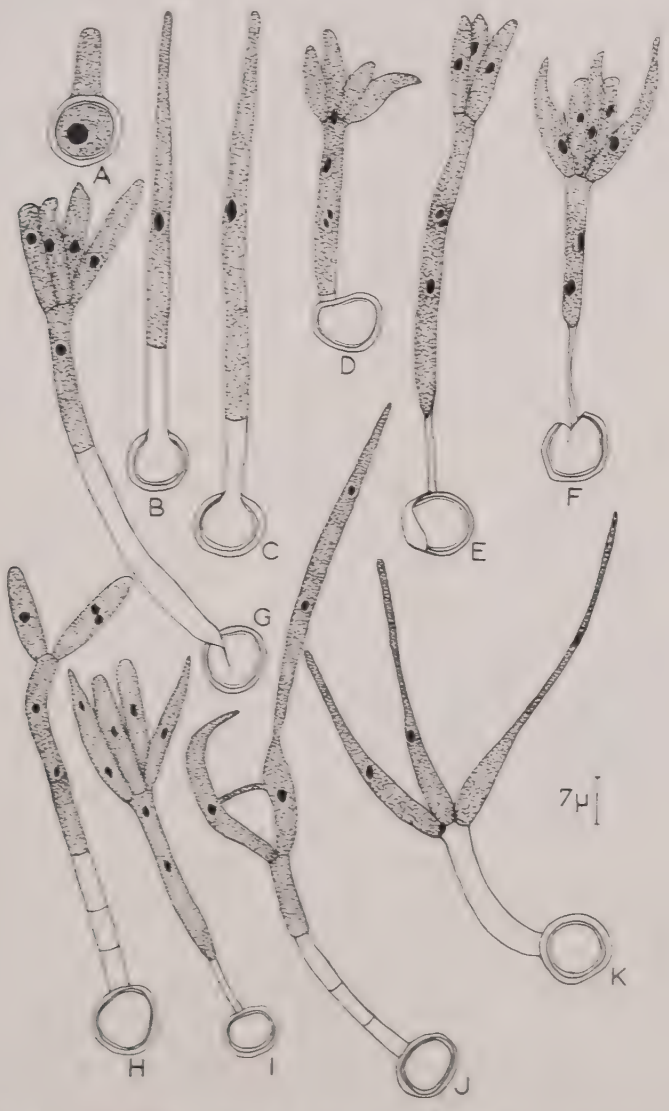

PLANCHE II : Différentes phases de la germination des chlamydospores de l'*Entyloma Dahliae* après coloration des noyaux au violet de gentiane.

Des divisions successives donnent ensuite naissance à plusieurs noyaux dont le nombre ne correspond pas toujours au nombre de « sporidies primaires » formées. Il y a très souvent plus de noyaux que de « sporidies », mais jamais le contraire. Celles-ci se développent entièrement avant que les noyaux du promycélium migrent vers elles (planche II, D). On peut trouver un nombre pair ou un nombre impair de « sporidies » au sommet du promycélium. Elles contiennent au début un seul noyau (planche II, E, F et G).

Lorsque nous constatons l'existence d'anastomose entre les « sporidies », les noyaux restent à l'intérieur de chacune d'elles, sans passage apparent de l'un d'entre eux dans l'autre « sporidie primaire »

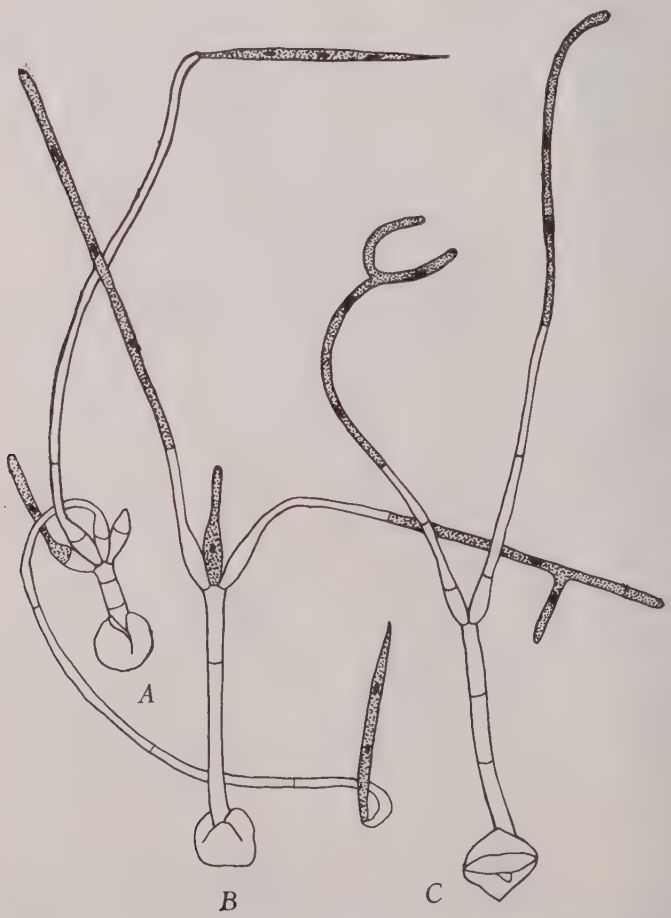

Planche III : Constitution nucléaire des filaments germinatifs issus des « sporidies primaires ».

(planche II, J). Nous n'avons pas observé de fusion de noyaux indiquant un phénomène sexuel, quelle que soit la température à laquelle les germinations aient eu lieu.

Le noyau contenu dans la « sporidie primaire » peut déjà s'y diviser (planche II, H et I) ou bien il peut passer dans le filament germinatif issu de celle-ci (planche II, K) et se diviser en deux à ce moment-là.

On peut voir ensuite tantôt 2, tantôt 3 noyaux dans ces filaments (planche III, B et C), au fur et à mesure qu'ils s'allongent et se ramifient. Les spores en aiguille prenant naissance sur eux ont d'abord un, puis 2 noyaux. Lorsqu'elles ont atteint leur taille définitive elles en possèdent 3 en général, ce que confirme du point de vue de la constitution nucléaire l'identité de ces spores et des « conidies » préalablement étudiées.

Dans les préparations effectuées en vue de colorer les noyaux des différentes phases de la germination des « sporidies primaires », nous n'avons relevé que rarement la présence de « conidies » courtes. Cependant nous en avons rencontré quelques-unes possédant 1, 2 et 3 noyaux.

3. Discussion.

L'absence de « ponts » entre les « sporidies primaires », le mode de formation et la présence constante de 3 noyaux indépendants dans les « sporidies secondaires » semblent en faveur de leur constitution haploïde.

Nos observations permettent de penser que les filaments germinatifs issus des « sporidies primaires » sont capables, dans des conditions favorables, de se développer abondamment dans les tissus de la plante (surtout dans les chambres sous-stomatiques) et de donner naissance à des touffes de « spores exogènes » en forme d'aiguille qui ne sont autres que les « sporidies secondaires ». Les « conidies » plus courtes peuvent aussi apparaître sur ces filaments. Elles appartiennent bien à l'*Entyloma*, mais il est difficile de leur attribuer un rôle exact. Sans doute, contribuent-elles, avec les spores en aiguille, à disséminer le champignon, d'une plante à l'autre, au cours de la végétation.

La possibilité de formation de « spores exogènes » à partir du mycélium et indépendamment de tout processus de fusion permet d'écarter la notion de « sporidie secondaire ». Elle incite à préférer le seul terme de « conidie » pour désigner, à la fois, les « spores courtes » et les « spores en aiguille » appelées aussi « sporidies secondaires ». Il s'agit, selon nous, d'un simple dimorphisme végétatif.

La petitesse des noyaux ne nous a pas permis d'atteindre la constitution chromosomique du parasite comme nous l'escomptions au début de cette étude.

D'autre part, dans le cycle évolutif de l'*Entyloma Dahliae* subsiste une part d'hypothèse : en effet, nous n'avons pas pu suivre le comportement du parasite depuis la formation des « conidies » jusqu'à l'infection de la plante et l'apparition du mycélium dans les tissus.

Les « conidies » haploïdes seraient capables d'infecter la plante pour donner des mycéliums haploïdes endogènes, d'abord indépendants, puis fusionnant entre eux pour permettre la formation des chlamydospores diploïdes.

D'une façon comparable GÄUMANN (8) signale que chez certaines souches de l'*Ustilago Zeae* (BECKMANN) UNG., un mycélium haploïde peut quelquefois infecter l'hôte.

Conclusion

Cette étude nous a permis de mettre en évidence la succession des différentes formes végétatives de l'*Entyloma Dahliae* SYD. : chlamydospore, promycélium, « sporidies primaires », et « conidies » capables de réinfecter la plante dans les tissus de laquelle se forme à nouveau la chlamydospore.

(Station centrale de Pathologie végétale de Versailles, I. N. R. A.).

***

BIBLIOGRAPHIE

1. — GROUET, Mme D. — 1954. Recherches de quelques données fondamentales sur l'*Entyloma Dahliae* SYDOW. — *Phytiatrie-Phytopharmacie*, **1.**
2. — PAPE, H. — 1926. Eine für Deutschland neue Blatteckenkrankheit der Dahlien. — *Garten Welt* **30** (40), 632-634; (42), 666-667.
3. — GREEN, D. E. — 1932. Smut disease of Dahlias caused by *Entyloma Dahliae* SYDOW. — *Journ. Royal Hort. Soc.*, **57** (2), 332-339.
4. — VON HÖHNEL, F. — 1924. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Cylindrosporium* GREV. — *Ann. mycol. Berl.*, **22,** p. 191-203.
5. — POWSLAND, R. — 1954. On the biology of *Bremia Lactucae*. — *Transact. of Brit. Mycol. Soc.*, **37,** 362-371.
6. — KAISER, W. — 1936. Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte einigen *Entyloma*-Arten. — *Angew. Bot.*, **18,** 81-131.
7. — HANNA, W. F. — 1929. Studies in the physiology and cytology of *Ustilago Zeae* and *Sorosporium reilianium*. — *Phytopath.*, **19,** 415-442.
8. — GÄUMANN, E. — 1952. *The Fungi*, p. 361.

BIBLIOGRAPHIE

FURON (Raymond). — **Causes de la répartition des êtres vivants. Paléogéographie, Biogéographie dynamique.** — Masson et Cie édit., Paris, 1958 in coll. : *Évolution des Sciences*, n° 10 ; 1 vol., 168 p., 15 fig. × cartes, prix : 1 000 f.

Comme terrain commun à plusieurs disciplines, la paléobiogéographie prend aujourd'hui une importance considérable. Ses limites et ses méthodes ne sont pas encore codifiées. Cet ouvrage, conçu par l'auteur comme un essai, apparaîtra en réalité, par l'équilibre de l'exposé et son souci de clarté, comme un véritable « précis », s'adressant aussi bien aux étudiants qu'aux spécialistes et aux lecteurs cultivés de la collection.

L'étude de la répartition des êtres vivants et de leur mise en place est le domaine de la Biogéographie, c'est-à-dire, des botanistes et des zoologistes.

L'auteur de cet ouvrage est géologue, ce qui le conduit à une vision différente de celle des biologistes purs.

Un chapitre est consacré aux causes actuelles de la répartition des êtres vivants: écologie, milieu intérieur, moyens de dispersion volontaires ou involontaires, conditions de survie. Ces causes existaient déjà aux époques géologiques (sauf l'influence de l'homme), mais il faut envisager d'autres causes : les variations géographiques, climatiques, écologiques au cours des temps géologiques. C'est l'objet de la Paléogéographie avec ses hypothèses : ponts intercontinentaux, déplacement des pôles, dérive des continents, etc.

La seconde partie du volume est consacrée aux problèmes de la Paléobiogéographie: le temps à l'échelle géologique, la paléogéographie, la paléoécologie et la paléoclimatologie. L'auteur explique la préparation difficile des cartes paléogéographiques et leur valeur toute relative, ainsi que la manière de les utiliser. La paléoécologie doit tenir compte de la composition ancienne de l'atmosphère et des océans, de la durée de vie des larves, des variations du climat. La détermination isotopique des paléotempératures est une méthode d'avenir.

La troisième partie est réservée à des morceaux choisis de Biogéographie dynamique, à la mise en place de faunes et de flores. On y trouve successivement des aperçus sur le rôle des ponts et des barrières, sur la querelle de la Gondwanie, les problèmes de l'Arctide, la Méditerranée et les aires disjointes, la vie en Asie centrale, la grande subsidence de l'Océan Pacifique, l'Australie, l'Indonésie et la Ligne Wallace, le peuplement de l'Amérique du Sud et les variations contemporaines.

Au moment de conclure, l'auteur fait une dernière révélation : la répartition actuelle n'est pas le résultat d'une évolution sur place et de quelques migrations, mais le résultat de fuites et d'exterminations, d'exodes totaux suivis de retours incomplets, le tout provoqué par la période glaciaire du Quaternaire. Ce à quoi il faut ajouter l'influence de l'Homme qui a détruit un certain nombre d'espèces, mais en a propagé des milliers à travers le monde.

Ce livre, de lecture aisée pour les non spécialistes, expose ainsi une quantité de sujets et propose un grand nombre d'idées à la réflexion. Il aura une influence heureuse sur l'évolution des études biogéographiques.

G. R.

HARZ (Kurt). — **Die Geradflügler Mitteleuropas.** — Veb Gustav Fischer Verlag, Jena, 1957 ; 1 vol., XXIII + 494 p., 255 fig. × 20 pl. col., prix : DM. 69,20 ou livre 16,60.

Cet excellent ouvrage traite des Orthoptéroïdes (Blattes, Mantes, Tettigoniides, Grillons, Acridiens, Dermaptères) de l'Europe centrale (Allemagne, Suisse, Autriche, Tchécoslovaquie, Pologne, Hongrie et Roumanie); ces ordres comptent, dans toute la région considérée, 200 espèces distinctes.

L'auteur commence l'étude de chaque Ordre par un important chapitre de généralités où il développe non seulement les particularités morphologiques et anatomiques des insectes considérés mais aussi les divers aspects de leur physiologie et de leur biologie.

Des clefs dichotomiques fort bien construites (accompagnées de figures de détail illustrant bien les caractères délicats) permettent au lecteur d'identifier genres et espèces. L'exposé concernant chaque espèce comporte d'une part une description détaillée de l'adulte et souvent une analyse du chant qu'il est susceptible d'émettre, d'autre part l'éthologie, la distribution géographique, les particularités de l'habitat et l'écologie de l'insecte; dans le cas des espèces nuisibles, un important développement est réservé aux facteurs conditionnant ou limitant leur pullulation.

Cet ouvrage bien équilibré s'achève par une bibliographie importante (plus de 500 titres) et par 20 planches en couleur fort réussies. Il a sa place dans la bibliothèque des zoologistes et des naturalistes; il intéressera au plus haut point ceux qui s'occupent d'Entomologie appliquée et de Protection des Plantes.

G. R.

STAPP (Carl). — **Pflanzenpathogene Bakterien.** — Paul Parey édit., Berlin et Hambourg, 1958 ; 1 vol., 259 p., 100 fig., prix : DM. 32.

Les Bactéries pathogènes des plantes, dont l'existence était encore mise en doute il y a seulement une cinquantaine d'années, ont acquis aujourd'hui une signification très importante. Le Dr. Stapp dont la renommée en matière de maladies bactériennes des plantes est internationale nous présente une mise au point très documentée sur ce sujet.

La première partie du livre expose d'une part la technique bactériologique en général, ses adaptations à la phytopathologie (c'est-à-dire les méthodes d'obtention de cultures pures à partir de plantes malades), d'autre part les procédés et techniques à suivre pour parvenir à identifier les Bactéries pathogènes des plantes, y compris les méthodes sérologiques.

La seconde partie est consacrée à l'étude très approfondie de 24 espèces de Bactéries choisies parmi les plus nuisibles aux plantes cultivées en Europe centrale. Pour chacune d'elles, les points suivants sont développés successivement : diagnose de la Bactérie, symptômes de la maladie qu'elle détermine, mécanisme et possibilités de l'infection, expansion de la maladie dans son hôte, résistance, plantes hôtes, distribution géographique, méthodes de luttes et bibliographie.

Cet ouvrage s'adresse particulièrement aux étudiants intéressés par la Botanique, la Bactériologie, la Biochimie et l'Agriculture; il constitue en outre un précieux outil de travail pour les agents de protection des végétaux.

G. R.

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

I. PUBLICATIONS PÉRIODIQUES

BULLETIN SIGNALÉTIQUE

Le Centre de Documentation du C.N.R.S. publie un **Bulletin Signalétique** dans lequel sont signalés, par de courts extraits classés par matières, tous les travaux scientifiques, techniques et philosophiques, publiés dans le monde entier.

Abonnement annuel (y compris table générale des auteurs).

Deuxième partie (biologie, physiologie, zoologie, agriculture).

FRANCE	10.000 fr.
ÉTRANGER	12.000 —

Tirages à part : Deuxième partie :

Section XI. — Biologie animale, génétique, biologie végétale.

FRANCE	5.100 fr.
ÉTRANGER	5.500 —

Section XII. — Agriculture, aliments et industries alimentaires.

FRANCE	1.600 fr.
ÉTRANGER	2.000 —

Abonnement au Centre de Documentation du C.N.R.S., 16, rue Pierre-Curie, Paris (V^e^). C.C.P. Paris 9131-62. Tél. DANton 87-20.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

(Directeur L. CHOPARD)

Revue trimestrielle. — Prix de l'abonnement :

FRANCE	4.500 fr.
ÉTRANGER	5.000 —

N.B. — Les Presses de la Cité, 116, rue du Bac, Paris (VI^e^) reçoivent les abonnements et effectuent toutes les ventes par volumes ou fascicules isolés.

JOURNAL DES RECHERCHES DU C.N.R.S.

(Directeur ROSE)

Revue trimestrielle publiant des articles de recherches faites dans les différents laboratoires du C.N.R.S.

Abonnement d'un an (4 numéros) :

FRANCE	800 fr.
ÉTRANGER	1.000 —

Prix du numéro :

FRANCE	220 fr.
ÉTRANGER	275 —

Vente aux Laboratoires de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, BELLEVUE.

II. OUVRAGES

Franklin PIERRE :

Écologie et Peuplement Entomologique du Sahara Nord-Occidental.

Un volume in-8 raisin, de 332 pages et 16 planches - Relié pleine toile jaune 3.200 fr

III. COLLOQUES INTERNATIONAUX

XXXIII. **Écologie** ..... 2.700 fr.

XXXIV. **Structure et physiologie des Sociétés animales**..... 2.500 fr.

RENSEIGNEMENTS ET VENTE AU SERVICE DES PUBLICATIONS DU C. N. R. S.

13, quai Anatole-France, PARIS-VII^e^ — C.C.P. Paris 9061-11 — Tél.: INV. 45-95

Le Gérant : G. HANNEBICQUE Dépôt légal : 1958/4^e^, N° 132 P

ACHEVÉ D'IMPRIMER
SUR LES PRESSES DE
L'IMPRIMERIE NOUVELLE
53, QUAI DE LA SEINE, PARIS
LE 6 NOVEMBRE 1958
Nº 573-58

LE FRANÇOIS - PARIS
(C. O. L. 15-0217)